Rev. Écol. Biol. Sol, 1983, **20** (1) : 49-75.

Étude de l'alimentation et du brassage pédo-intestinal du lombricien *Nicodrilus velox* (Annelida, Lumbricidae) par l'analyse élémentaire

PAR

M. B. BOUCHÉ (1), Z. RAFIDISON (2) et F. TOUTAIN (2)

(1) *Laboratoire de zooécologie du sol INRA*
CEPE/CNRS Route de Mende, BP 5051 - 34033 Montpellier (France)
(2) *CNRS, Centre de pédologie biologique*
17, rue Notre-Dame-des-Pauvres, BP 5 - 54500 Vandœuvre-les-Nancy (France)

INTRODUCTION

Depuis MULLER (1872-1884), le concept de mull est associé à celui de lombriciens, beaucoup plus tard par BORNEBUSCH (1930) à celui de lombriciens dominants et très récemment par BOUCHÉ (1972) à celui de lombriciens anéciques. Ces concepts lient l'aspect morphologique, le rapport C/N et les types écologiques de lombriciens. Une pratique généralisée en pédologie tend également à associer la notion de forte « activité biologique » d'un sol (sous forme de trace de lombriciens) au mull. L'étude effective des inter-relations anéciques/matière organique, a été tentée, en raison de sa complexité, seulement d'une façon indirecte (élevage, dispositif artificiel en laboratoire, extrapolations mathématiques invérifiables) ou directe mais alors d'une façon trop analytique. Dans tous les cas, ces informations restent qualitatives et ne nous renseignent pas en terme de bilan sur l'activité effective *in situ*.

La pédologie dispose actuellement d'outils analytiques physico-chimiques de plus en plus puissants applicables à de petits échantillons de sol et l'approche conceptuelle du rôle dynamique des lombriciens *in situ* s'est peu à peu précisée (BOUCHÉ, 1980). Une étude détaillée des diverses fractions des sols constituant l'environnement des lombriciens (y compris le contenu de leur tube digestif = endentère) a donc été entreprise par deux d'entre nous

Reçu le 29-11-82.

(Z. RAFIDISON et F. TOUTAIN), ce qui a permis une description précise des multiples états de la matière organique du sol résultant du brassage pédo-intestinal (RAFIDISON, 1982). Par ailleurs, l'un d'entre nous (BOUCHÉ) en s'appuyant sur l'analyse de l'endentère a essayé avec ses collaborateurs, de caractériser les choix alimentaires des lombriciens ainsi que l'origine des éléments ingérés puis brassés dans le tube digestif (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, 1974 ; FERRIÈRE, 1980). L'utilisation de ^{14}C permettait par ailleurs de repérer des rythmes ou dynamiques de ces activités (BOUCHÉ, 1982). La reconnaissance du choix alimentaire, s'appuyant sur l'analyse élémentaire des éléments chimiques est abordée ici comme troisième apport à l'interprétation de l'activité écophysiologique et pédogénétique des lombriciens.

L'étude précise des multiples paramètres du sol sur laquelle nous nous appuyons a été conduite dans une station de Thaon dans les Vosges, lieu-dit « Bois d'Oncourt » dont le profil pédologique a été décrit par CAILLER (1977) (Fig. 1) et la climatologie générale par CACHAN (1974). Il s'agit d'une hêtraie (la litière est presque monospécifique), d'un sol lessivé (les horizons sont contrastés) et d'une station où un seul anécique, *Nicodrilus velox* (BOUCHÉ, 1967), est nettement dominant. Le type d'humus est un mull dont nous commençons à connaître les caractéristiques et les principaux modes de fonctionnement (TOUTAIN, 1974 et 1981).

L'interprétation de l'ensemble de l'information acquise touche à des problèmes de pédologie, de fonctionnement des écosystèmes, de zoologie physiologique et de chimie des constituants. Il s'en suit une certaine difficulté d'interprétation et d'explication des résultats.

Après une description du matériel et des méthodes utilisés, nous nous efforcerons dans une deuxième partie, de définir le choix alimentaire de *Nicodrilus velox* dans son milieu.

Dans une troisième partie, nous décrirons les modifications élémentaires intervenant dans le travail intestinal des matériaux (excrétion, digestion, assimilation, etc...).

Dans la quatrième partie, nous tenterons un bilan au niveau du profil pédologique.

Un nombre restreint d'hypothèses sur lesquelles s'appuient les interprétations sont explicitement énoncées. Une discussion reprendra les résultats et tirera des conséquences méthodologiques notamment sur la possibilité d'établir un bilan écophysiologique de l'activité globale des lombriciens.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un certain nombre de conventions sont indispensables.

Les horizons classiques des pédologues servent de références pour identifier les couches de sol. Ce sont les horizons *A1*, *A2*, *B* et *C* et les *horizons* dits *glossiques* (CAILLER, 1977) auxquels il faut ajouter les feuilles mortes (*F*) et les *fèces* déféqués par les lombriciens dans le milieu, soit à la surface du sol en turricules (= petites tours) soit dans le sol (fèces endogés). Les échantillons analysés portent sur les turricules frais juste déféqués (*TF*) et les turricules anciens (*TA*) accumulés depuis quelques mois (nous poserons l'hypothèse que les turricules sont représentatifs des fèces).

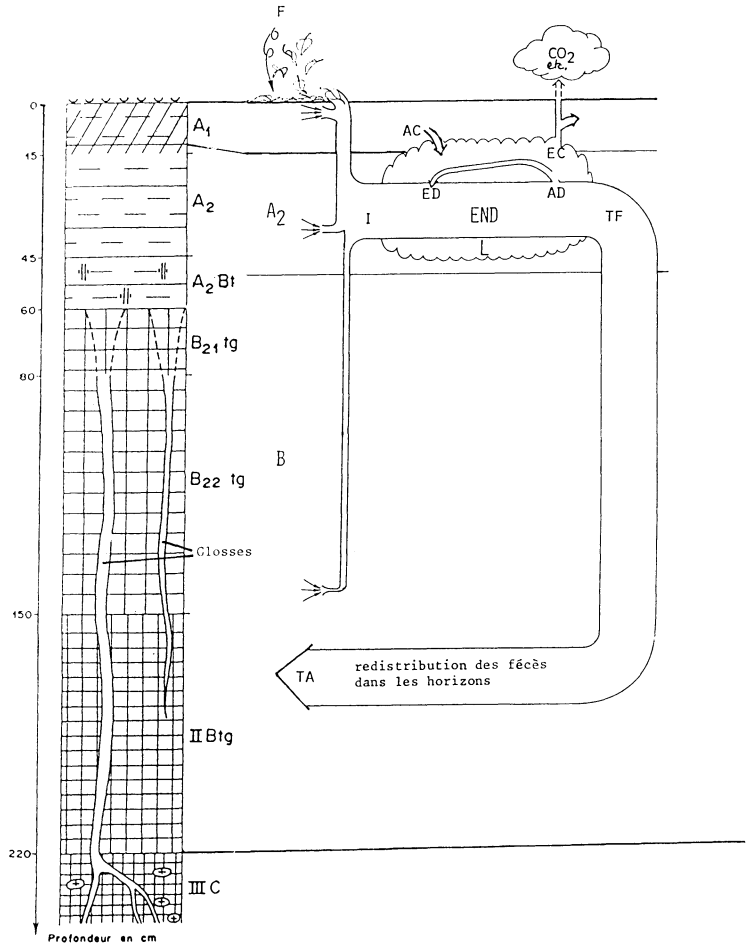


FIG. 1. — Coupe de sol lessivé glossique polycyclique (USA Aeric fragiaqualf to aeric glossaqualf ; FAO Dystric podzoluvissol) et codification des diverses fractions considérées dans cet article.
A1, A2, B et C se réfèrent aux horizons pédologiques, F aux feuilles, TF et TA aux turricules comme représentant des fèces respectivement frais et anciens, END = endentère, AC = assimilation cutanée, AD = assimilation digestive, EC = émanation cutanée, ED = excrétions digestives, I = ingestat, L = lombriciens. Les mouvements indiqués par les flèches résultent de la mobilité des lombriciens, du travail intestinal et des flux métaboliques.

Le lombricien constitue, par un choix alimentaire des éléments précités, un ingestat (*I*) immédiatement transformé par les multiples actions digestives. L'endentère (*END*) ou contenu de l'ensemble du tube digestif, est une image d'ensemble de ces processus s'achevant par la défécation de TF avec assimilation digestive (*AD*) à travers la paroi intestinale d'éléments qui seront, après satisfaction des besoins métaboliques de *Nicodrilus velox,* émanés soit par émanation cutanée (*EC*) (excrétion ou exhalaison gazeuse) soit par excrétion digestive (*ED*), l'assimilation cutanée (*AC*) étant probablement négligeable.

La figure 1 schématise ces mouvements de façon « inversée », car ceux-ci ne sont pas ceux du sol autour (ou dans) un lombricien fixe mais bien au contraire résultent de la mobilité physique et métabolique du ver.

A) Matériel collecté.

1. *La litière foliaire.*

Les feuilles (F) sont récoltées au mois de mai. Elles sont tombées sur le sol depuis 6 mois et sont soit restées de couleur brune soit décolorées par les champignons de la pourriture blanche. Nous avons déterminé les analyses élémentaires moyennes de ces deux catégories de feuilles, après séchage à 40° C pendant 48 heures, et réduction en poudre dans un broyeur-mixeur à lames.

2. *L'endentère.*

L'endentère est prélevé sur des vers récoltés par la méthode au formol (RAW, 1959, revue par BOUCHÉ, 1969, RADIFISON, 1982). Seuls les adultes et sub-adultes ou très gros juvéniles ont été collectés afin d'avoir des animaux ayant une fonction anécique typique et de collecter assez de matériel dans le tube digestif (poids vide frais des individus variant entre 9,4 et 13,2 g pvh, contenu intestinal variant entre 1,07 et 1,31 gps). Les vers sont ébouillantés pour éviter qu'ils se contractent ou s'enroulent. La récolte de l'endentère s'effectue par dissection (BOUCHÉ, 1972). L'endentère est séché à 40° C.

3. *Les échantillons des horizons de sol et des fèces.*

Plusieurs kilogrammes (2-3 kg) de matériel sont récoltés puis séchés à 40° C. Ils sont ensuite tamisés à 2 mm au tamiseur automatique rotatif Flam et Cie puis mélangés. Les échantillons pour analyse sont prélevés dans ce mélange.

B) Méthodes analytiques.

1. *Analyse des éléments totaux* (ROUILLER, 1981).

La détermination de la perte au feu est effectuée dans un four fermé à 700° C pendant 1 nuit. Les cendres récupérées sont mises en solution dans un mélange d'acide chlorhydrique à 30 % et d'acide fluorhydrique à 40 %. Ces solutions sont mises dans des pots de gaflon en étuve à 120° C pendant 1 nuit. Elles sont ensuite filtrées. Les éléments totaux sont dosés par absorption atomique au Varian techtron directement dans les filtrats.

2. *Titration potentiométrique des espèces acides des différents échantillons.*

Selon les techniques de BRUCKERT et ROUILLER, 1979 ; ROUILLER *et al.*, 1980, et ROUILLER, 1981.

Matériel utilisé : pHmètre TACUSSEL URECTRON avec burette automatique

- Échange avec électrolyte neutre KC1 N : rapport 5 g matériel 1/100 ml KC1 N, agitation 1 heure par retournement, centrifugation 10 mn à 4 000 tr/mn, filtration.
- Dosage :
  + dosage des espèces acides par pH-métrie : neutralisation de 25 ml de solution par NaOH 0,01 N jusqu'à pH 8,5 ;
  + dosage des éléments par absorption atomique : dosage Al^{+++} et Ca^{++} dans la solution d'échange KCl N.

3. *Dosage du carbone et de l'azote.*

Il est effectué à l'auto-analyseur Carlo Erba 1106 (combustion en four fermé).

II. — LE CHOIX ALIMENTAIRE

A) Données initiales.

Le lombricien *Nicodrilus velox* est mobile dans les divers horizons du sol et effectue des choix alimentaires dont les « raisons » nous sont inconnues. Les expériences de palatabilité, effectuées en conditions de laboratoire selon des choix restreints (par exemple, SATCHELL et LOWE, 1967) ne nous renseignent que très imparfaitement sur les « signaux », probablement biochimiques mais aussi physiques, qui dictent ce choix. Il est impossible d'en déduire le choix alimentaire effectivement réalisé et l'observation directe de l'endentère s'impose.

Au cours du transit intestinal, débutant par l'ingestion (I) et s'achevant par la défécation (TF), certains processus de transformation se produisent : apports par le lombricien sous forme d'éléments excrétés (ED) et pertes notamment assimilation (AD) d'éléments issus de l'endentère (END).

Nous posons ici trois hypothèses à partir desquelles se feront ensuite les calculs.

Hypothèse 1 : Endentère et TF ont été échantillonnés quasi simultanément et non successivement. Nous admettons cependant la séquence chronologique END → TF. Nous admettons de même que les variations nycthémérales possibles ont été assez effacées par l'échantillonnage (qui a duré plusieurs heures).

Hypothèse 2 : L'endentère, somme de l'ensemble du contenu du tube digestif, est considéré comme ayant subi une demi-digestion (mélange égal d'éléments provenant de la partie d'éléments antérieurs non digérés et d'éléments postérieurs provenant de la partie presque totalement digérée).

Hypothèse 3 : Les turricules frais (TF) et anciens (TA) ont respectivement les caractéristiques de l'ensemble des fèces frais (juste déféqués) et des fèces anciens. L'évolution entre le moment de défécation et la collecte TF (quelques heures) est négligeable et TF représente les défécations.

Les données analytiques initiales sont présentées aux Tableaux I et II. Nous y donnons la composition des feuilles brunes et blanchies qui servira en fait de référence pour la source alimentaire F (= moyenne), les différences entre les hypothèses de choix alimentaire entre feuilles brunes et blanches apparaissent pour les futurs calculs comme négligeables par rapport aux autres apports trophiques.

De même nous donnons la composition moyenne d'un horizon noté B qui représente la moyenne des horizons Btg et Btg/C.

Hypothèse 4 : Au cours du transit intestinal, les formes de silicium, aluminium et titane étant très peu assimilables, nous considérerons la somme de ces éléments (sous forme SiO_2, Al_2O_3 et TiO_2) comme un invariant *(Inv)*.

En conséquence de l'hypothèse 4 nous pouvons exprimer les autres éléments par rapport à cet invariant au cours du transit. Nous avons donc calculé (Tab. III) la quantité de ces éléments en g pour mille g d'invariant (= *pmi*) c'est-à-dire les éléments qui sont mêlés à 1 000 unités d'invariant.

TAB. I

Composition élémentaire des turricules frais et des diverses sources trophiques disponibles pour les lombriciens en ‰ de poids sec. F (= moyenne des feuilles brunes F Br et des feuilles blanchies F B1). B (= moyenne des caractères Btg et Btg/C). PF = perte au feu.

	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	MnO	MgO	K_2O	CaO	Na_2O	TiO_2	PF	TOTAL
F Br	34,8	0,90	0,76	1,88	0,52	1,36	5,02	0,50	—	954	1 000
F B1	51,2	1,39	0,81	2,46	0,72	1,28	6,33	0,18	—	935	—
F (moy)	43,0	1,15	0,79	2,17	0,62	1,32	5,68	0,34	—	944	—
End	580,9	78,45	30,57	2,34	3,80	17,93	7,64	6,52	7,13	264	—
TF	646,4	83,11	25,65	1,74	3,80	17,96	3,90	4,62	7,18	205	—
TA	650,6	83,36	25,41	1,63	3,76	17,79	3,46	4,88	8,13	200	—
A1	754,6	80,56	23,57	1,22	3,47	16,32	1,63	4,49	8,16	99	—
A2	766,89	78,19	26,06	0,23	4,11	15,53	1,00	5,21	9,02	93	—
Btg	643,11	118,57	56,27	0,17	5,23	14,57	0,40	2,41	9,04	150	—
Btg/C	669,87	137,02	57,85	0,17	5,48	10,66	0,51	1,22	10,15	107	—
B (moy)	656,49	127,80	57,06	0,17	5,36	12,62	0,46	1,82	9,60	128	—
Glosses	757,69	106,37	25,09	0,15	4,82	16,06	0,50	3,51	10,40	75	—

TAB. II

Composition élémentaire des diverses sources trophiques en ‰ de poids sec. C ‰, N ‰, Inv. ‰ expriment respectivement les concentrations en C, en N et en éléments invariants (Si + Al + Ti) par rapport à mille d'échantillon total — Rapport Si/Al des échantillons minéraux.

Remarque : La précision des données est excessive compte tenu des hypothèses et des imprécisions analytiques : elle est toutefois conservée pour faciliter la lecture entre tableaux et éviter d'ajouter une imprécision mathématique au calcul des ordres de grandeur en cause.

	C ‰	N ‰	Inv. ‰	Si/Al
F Br	431	9,3	36	—
F Bl	413	11,5	53	—
F (moy.)	422	10,4	44	—
END	112	5,8	666	7,40
TF	86	4,3	736	7,78
TA	88	4,2	742	7,80
A1	31	1,48	843	9,37
A2	13	0,72	854	9,81
Btg	—	—	770	5,42
Btg C	—	—	817	4,89
B (moy.)	1,6	0,44	793	5,14
Glosses	—	—	874	7,12

TAB. III

Composition élémentaire (en g) exprimée par rapport à 1 000 g d'invariant (exprimé pour mille d'invariant = pmi). K = coefficient reliant 1 000 g de l'horizon à 1 000 g d'invariant (exemple pour F Br : 28,1 × 36 = 1 000) cf. Tableau II. Les valeurs sont celles du Tableau II multipliées par K.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	K	Fe pmi	Mn pmi	Mg pmi	K pmi	Ca pmi	Na pmi	PF pmi	C pmi
F Br	28,01	21,29	52,66	14,57	38,09	140,61	14,0	26 729	
F Bl	19,02	15,41	46,79	13,69	24,35	120,40	3,42	17 795	
F (moy.)	22,65	17,78	49,15	14,04	31,22	128,54	7,7	21 404	9 558
END	1,50	45,86	3,51	5,70	26,90	11,46	9,78	397,46	168
TF	1,36	34,86	2,37	5,17	24,42	5,30	6,28	279,11	117
TA	1,35	34,30	2,20	5,08	24,02	4,67	6,59	271,32	118,8
A1	1,19	35,07	1,45	4,12	19,36	1,93	5,33	118,58	36,9
A2	1,17	30,49	0,27	4,81	18,17	1,17	6,10	109,70	15,2
Btg	1,30	72,98	0,22	6,78	18,90	0,52	3,13	194,55	—
Btg C	1,22	70,58	0,21	6,69	13,00	0,62	1,49	130,54	—
B (moy.)	1,26	71,78	0,215	6,73	15,95	0,57	2,35		2,0
Glosses	1,14	28,60	0,17	5,49	18,31	0,57	4,00	86,41	—

Nous avons ensuite cherché à reconstituer les éléments constitutifs de l'ingestat I de *Nicodrilus velox*, ingestat constitué d'un mélange de feuilles *(F)* et de divers horizons du sol. Pour cela nous nous appuyons sur la composition des diverses sources alimentaires en considérant qu'en moyenne les lombriciens ingèrent des horizons représentés par leur composition moyenne sans effectuer un tri dissociant (ils peuvent évidemment « choisir » des ingestats intermédiaires, mais ne pas dissocier les variables « associées » dans les sols). Dans ces sols à granulométrie fine ceci est très probable.

Les calculs présentés ici sont les résultats d'une série d'approximations successives se faisant en deux étapes interdépendantes.

a) Le calcul du rapport Sol/Feuilles dans l'ingestat I, en reconstituant un « sol » probablement ingéré (contributions alimentaires des horizons minéraux d'A1, A2, B...).

b) Le calcul par ajustage des divers éléments minéraux de la contribution effective des divers horizons minéraux à l'ingestat (établissement des proportions de A1, A2, B...).

La connaissance plus précise de 2) permet alors de préciser 1) et réciproquement. Nous ne donnerons dans les paragraphes suivants que l'ajustage final ainsi obtenu... les tâtonnements antérieurs n'ayant aucun intérêt. Nous avons conservé volontairement des valeurs numériques précises alors que les approximations successives que nous faisons introduisent nécessairement une erreur de l'ordre de 5 %. Ces valeurs numériques trop précises sont conservées afin d'éviter d'ajouter une imprécision mathématique aux calculs ultérieurs et afin de permettre au lecteur de suivre l'enchaînement des calculs.

B) **La matière organique.**

La matière organique (dont le taux est classiquement représenté globalement par $1{,}72 \times C$) sera exprimée ici directement en terme de carbone organique C. Ce carbone diminue de l'END vers TF de 168 pmi à 117 pmi (Tab. III). En s'appuyant sur l'hypothèse 2 concernant l'endentère comme ayant subi une demi-digestion : $I + ED = 2\ (END - TF) + TF$.

En négligeant les excrétats ED nous pouvons établir la composition initiale de I à $(168 - 117)\ 2 + 117 = 219$ Cpmi (ou 377 pmi de matière organique).

L'ingestat est un mélange de feuilles F et d'horizons de sol variés dont nous pouvons par ailleurs (Tab. VI) établir la proportion intervenant dans le « sol » ingéré. Connaissant la composition en C des divers constituants (Tab. III), nous pouvons établir une proportion F/« Sol » de 14/986 d'invariant (Tab. IV). Le fait de négliger ED est qualitativement important au niveau des éléments carbonés, car l'excrétion digestive d'enzymes et mucus existe bien et constitue un point important des processus de dégradation-digestion.

Toutefois, quantitativement, le rendement énergétique interdit une excrétion de composés carbonés énergétiques supérieure à 10 % de l'assimilation ; comme il y a une excrétion cutanée importante, l'excrétion digestive ne serait au plus que de l'ordre de 5 % des quantités assimilées. Or les quantités assimilées sont elles-mêmes inférieures à celles ingérées...

On peut donc conclure que $EC \ll I$.

TAB. IV

Constitution de l'ingestat I. Origine épigée F et endogée du carbone et ajustage de la contribution du sol et des feuilles à l'ingestat devant avoir environ 219 pmi de C. Valeur soulignée = proportion d'invariant dans l'ingestat.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	C pmi « horizons » (Tableau III)		Contribution a « sol » de l'ingestat Proportion (Tableau VI)		C pmi « sol »		Ajustage a l'ingestat (C pmi = 219)		
TA.....	118,8	×	4/6,2	=	76,6				
A1.....	36,9	×	1,2/6,2	—	7,1				
A2.....	15,2	×	0,8/6,2	=	1,9				
B.....	2,01	×	0,2/6,2	=	0,06				
« Sol »...			6,2		85,8	×	986 ‰	=	84,6
F.....	9 558					×	14 ‰	=	133,8
I.....							1 000 ‰		**218,4**

C) Les éléments minéraux variables.

Hypothèse 5 : Pour les éléments minéraux variant au cours du transit, on suppose que tout ce qui « sort » de l'ensemble lombricien + endentère le fait sous forme de TF.

En d'autres termes qu'il n'y a ni assimilation, ni émanation cutanées d'importance pour les éléments Fer, Manganèse, Magnésium, Potassium, Calcium et Sodium (AC = EC = 0).

Cette hypothèse qui ne s'applique évidemment pas aux éléments organiques (Carbone, Azote), a été vérifiée à l'aide de calcium 45 par PIEARCE (1972) sur *Lumbricus rubellus* Hofm. 1845. Pour les autres éléments elle est très probable sauf peut-être pour certains excrétats de sodium, potassium...

Dans ces conditions, la qualité des ingestats en éléments minéraux « *variants* » est observable dans TF (en pmi). Ceux-ci sont caractérisés par une grande richesse, par rapport aux fractions « sol », en Manganèse, Potassium, Calcium et dans une certaine mesure en Sodium. Une des sources de ces éléments est l'apport foliaire (éléments associés aux 14 pmi d'invariant rentrant dans I, cf. Tab. III).

Le Tableau V donne pour ces éléments la contribution à l'ingestat des feuilles (I_F) et des autres compartiments du « sol » (I_{sol}). L'apport des feuilles est relativement faible (sauf pour le calcium) et la modification des rapports feuilles brunes, feuilles blanchies dans une gamme de rapports de 1 à 4 fort plausibles par ailleurs, ne change pas sensiblement la valeur relative des éléments minéraux (± 3 % des éléments de I). Des élevages au terrain de *Nicodrilus velox* en présence de feuilles des deux catégories montrent une nette

TAB. V

Constitution de l'ingestat I. Origine épigée I_F et endogée I_{sol} des éléments minéraux *variants* **exprimés en pmi.** (1) Données issues du Tableau III et calculées au prorata de l'ajustage obtenu au Tableau IV. On admet que les éléments ingérés sont rejetés exclusivement par les fèces (TF).

Remarque : voir celle du Tableau II.

ÉLÉMENTS MINÉRAUX VARIANTS	Fe_2O_3	MnO	MgO	K_2O	CaO	Na_2O	INVARIANT (tableau 4)
I = TF (1).....	34,86	2,37	5,17	24,42	5,30	6,28	1 000
$I_F = \frac{FT\ (1) \times 14}{1\ 000}$	0,25	0,69	0,20	0,44	1,80	0,11	14
$I_{sol} = I - I_F$.....	34,61	1,68	4,97	23,98	3,50	6,17	986

TAB. VI

Constitution de l'ingestat « sol » (I_{sol}. Première approximation des contributions des « horizons » TA, A1 et A2, comparée avec l'ingestat « sol » I_{sol} (Tableau V). Deuxième approximation avec un apport de l'horizon B. Erreur absolue (Δ) ou relative (%) par rapport à I_{sol} (Tableau V) des ingestats reconstitués sans B (haut du tableau) puis avec B.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	Fe_2O_3	MnO	MgO	K_2O	CaO	Na_2O
TA × 4.....	137,2	8,80	20,32	96,08	18,68	26,36
A1 × 1,2.....	42,084	1,74	4,94	23,23	2,32	6,40
A2 × 0,8.....	24,392	0,26	3,848	14,536	0,936	4,88
Σ Apport « sol »/6.....	33,946	1,80	4,852	22,308	3,655	6,273
Δ avec I_{sol}.....	— 0,664	+ 0,12	— 0,118	— 1,672	+ 0,155	+ 0,103
% erreur.....	— 1,90	+ 7,10	— 2,40	— 7,00	+ 4,40	+ 1,70
B × 0,2.....	14,356	0,043	1,397	3,19	0,114	0,47
Σ Apport « sol »/6,2.....	35,166	1,74	4,913	22,103	3,556	6,146
Δ avec I_{sol}.....	+ 0,556	+ 0,06	— 0,057	— 1,88	+ 0,056	— 0,024
% erreur.....	+ 1,6	+ 3,6	— 1,15	— 7,83	+ 1,6	— 0,39

préférence de l'espèce pour les feuilles « blanchies » (envahies de mycelium). Nous adoptons toutefois en raison de la faible sensibilité de la variation de ce rapport, le rapport FBr/FB1 = 1 pour F rentrant dans l'ingestat (Tab. IV et V).

La grande richesse en Mn, Ca, K et Na de l'apport sol indique clairement que les lombriciens doivent se nourrir des « horizons » (y compris TA) les plus riches en ces éléments, c'est-à-dire de TA et dans une certaine mesure de A1 et A2.

Un premier ajustage par approximations successives nous permet d'établir cette proportion à 4 parties de TA, 1, 2 partie de A1 et 0,8 partie de A2 (Tab. VI) avec des erreurs d'ajustage qui restent importantes et ne peuvent être sensiblement améliorées par les seuls apports de TA, A1, A2... ou feuilles brunes et blanchies. Il persiste une « carence » en K, Fe, Mg et un excès de Mn et Ca. Un apport de l'horizon d'accumulation B améliore les différents ajustages (Tab. VI) sauf pour le Potassium. Pour le Potassium, élément apparemment déficient dans notre ajustage, il s'agit probablement d'un artefact dû à la non vérification de l'hypothèse 3 pour cet élément. Les turricules anciens, collectés en surface, sont le siège d'une transformation qui libère le potassium peu réutilisé par la microflore (peu réorganisée) car en excès proportionnellement aux besoins de celle-ci en autres éléments (notamment N). Les turricules TA, exposés au lessivage à la surface du sol, *et à la différence des fèces endogés*, perdraient rapidement une fraction de leur potassium.

Une amélioration de cet ajustage pourrait probablement être obtenue par l'usage d'un programme de calcul sur ordinateur par itération. Toutefois, l'ajustage obtenu (± 5 % sauf pour K) peut être considéré comme proche de l'optimum si l'on garde en mémoire les hypothèses énoncées et le caractère toujours « moyen » des analyses des horizons.

En conclusion, l'ingestat puise son origine dans les horizons selon le Tableau VII. Il comporte bien en outre 1 000 — 986 = 14 pmi d'origine F.

TAB. VII

« Contribution » des divers « horizons » à la constitution de l'ingestat (exprimée en ‰ d'invariant). (1) Voir ajustage au Tableau IV.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	INVARIANT ‰ (tableau 2)	CONTRIBUTION Proportion (tableau 6)	CONTRIBUTION pmi d'I
TA.....	742,09	4,0/6,2	606,9
A1.....	843,32	1,2/6,2	206,9
A2.....	854,10	0,8/6,2	139,7
B.....	793,87	0,2/6,2	32,5
I sol....			986,0 (1)

Il est possible de vérifier la valeur des approximations en considérant les variations des éléments entrant dans la composition de l'invariant pendant le tansit intestinal (Hypothèse 4 : Al_2O_3, SiO_2 et TiO_2 sont constants pendant le transit).

Le Tableau VIII donne pour chacun de ces éléments la contribution de chaque horizon pour 1 000 d'invariant, cette contribution dans l'ingestat I, l'apport global à I et enfin la comparaison des différentes étapes du transit (I → END → TF).

TAB. VIII

Éléments constitutifs de l'invariant, dans les divers « horizons » en pmi. (1) Données issues du Tableau I, dans la contribution à l'ingestat. (2) Données issues des Tableaux IV et VII et dans les stades du transit intestinal. (3) Données calculées à partir du Tableau I.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	« HORIZONS » en pmi (1)				CONTRIBUTION A L'INGESTAT I				Si/Al HORIZON
	SiO_2	Al_2O_3	TiO_2	Σ	pmi (2)	SiO_2 (3)	Al_2O_3 (3)	TiO_2 (3)	
F (moy).	974	26	—	1 000	14	14	0,4	—	37,0
TA.....	877	112	11,0	1 000	636	558	71,4	7,0	7,8
A1.....	895	96	9,7	1 000	191	171	18,3	1,9	9,4
A2.....	898	92	10,6	1 000	127	114	11,6	1,3	9,8
B.....	827	161	12,1	1 000	32	26	5,2	0,4	5,1
				I.....	1 000	883	108,8	10,6	8,1
			TRANSIT ↓	END...	1 000	872	117,7	10,8	7,4
				TF.....	1 000	878	112,8	9,7	7,8

Cette comparaison montre qu'il y a probablement une légère sous-estimation de TA ou/et de B (rapport Si/Al de I trop élevé) mais que les différences observées sont du même ordre (5,5 %) que celles entre END et TF (approximation de l'hypothèse 1).

La reconstitution ne fait pas rentrer en ligne de compte les « glosses » (Fig. 2) pourtant très caractéristiques. Quatre arguments complémentaires peuvent être indiqués :

— Les glosses, pauvres en matière organique et calcium, ont une activité biologique très faible et sont délaissées par les lombriciens.

— Les glosses n'existent pas dans les horizons superficiels, les plus travaillés par les lombriciens. La probabilité d'une prise alimentaire dans une glosse est donc très faible.

— Si les lombriciens s'alimentaient significativement des glosses... les glosses n'existeraient pas car il y aurait homogénéisation des horizons profonds, compte tenu des vitesses très différentes du brassage pédo-intestinal et des phénomènes pédogénétiques d'ordre physico-chimiques au-dessous de 80 cm.

En conclusion, retenons l'importance de TA dans l'alimentation des lombriciens. Les fèces sont prélevés près de la surface mais aussi dans tous les horizons par un choix alimentaire précis de ces animaux. De ce point de vue les fèces interviennent aussi dans la composition des horizons A1, A2 et à une bien moindre mesure dans celle de l'horizon B. Vis-à-vis des fèces pris au sens strict, les valeurs indiquées sont donc sous-estimées (voir Chapitre IV : Rôle pédogénétique).

III. — DIGESTION, GLANDE DE MORREN, ASSIMILATION

Au cours du transit intestinal (END) la valeur moyenne des teneurs en cations variables est très élevée : 103 pmi (Tab. IX). Celle-ci diminue sensiblement dans les turricules frais (78,4 pmi). Il y a donc « disparition » dans le transit END → TF, ce qui peut s'expliquer par une assimilation suivie d'une excrétion cutanée (EC, Fig. 1) très importante mais en ce cas, aucune source dans le sol n'est assez riche pour fournir de telles proportions de calcium, de sodium... et les sources de fer sont associées avec des horizons trop pauvres en matière organique par rapport à la constitution des ingestats.

En fait, on observe une augmentation très sensible du fer, manganèse, calcium et sodium (respectivement : 31 %, 48 %, 135 % et 56 % de la composition de TF) pendant le transit intestinal, du fait d'un recyclage des éléments par la voie END → AD → ED → END, l'assimilation étant plutôt postérieure, l'excrétion antérieure. En moyenne, les « cations minéraux » additionnels représentent 36 % de ceux présents dans TF. Pour le calcium, le phénomène est connu car très tôt les granules de calcites se formant dans la glande de MORREN (toujours située très antérieurement) ont été observés chez les lombriciens (MORREN, 1829). Des études détaillées ont fait varier les interprétations quant à la fonction de ce phénomène mais les marquages au calcium 45 démontrent qu'il s'agit bien d'un recyclage d'éléments assimilés (AD) puis excrétés dans le tube digestif (ED), les échanges cutanés étant négligeables. Bien que les échanges cutanés puissent, pour d'autres éléments que le calcium, et notamment pour le sodium, jouer quelque rôle, les ordres de grandeur en cause obligent à considérer l'essentiel de ce flux de « cations » par voie métabolique comme étant un recyclage d'éléments assimilés. Ainsi la partie antérieure du tube digestif excrète des éléments qui sont repris partiellement (ou avec ceux des ingestats au niveau de l'intestin. Ce recyclage ne porte pas que sur le calcium mais aussi sur d'autres cations tels que Mn, Fe et Na (auxquels il faut probablement joindre NH_4^+ ... non pris en compte ici). Ceci était totalement inconnu, toute l'attention ayant été focalisée sur le calcium, effectivement important mais surtout *visible* par ses précipitations de calcite.

Trois fonctions ont été suggérées pour la glande de MORREN :

1° neutralisation de l'acidité « ingérée »,

TAB. IX

Composition de l'ingestat I reconstitué à partir de ses diverses sources, de l'endentère END et des fèces TF pour 1 000 d'invariant. ΣMV = somme des minéaux variables, ΣT = somme de tous les éléments (invariant, MV et PF), I = somme des ingestats constitutifs issus des feuilles I_F, des fèces anciens I_{TA}... Recyclé = partie des excrétats digestifs (ED) réassimilée, observée dans l'endentère. % MV d'I est le pourcentage de ΣMV par rapport à I × ΣT, % T d'I est le pourcentage de ΣT par rapport à I × ΣT.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	Invariant pmi d'I	Fe_2O_3	MnO	MgO	K_2O	CaO	Na_2O	ΣMV	% MV d'I	PF	ΣT	% T d'I
I_F.....	14	0,25	0,69	0,20	0,44	1,80	0,11	3,49	45,9	299,7	317,19	19,94
I_{TA}.....	636	21,81	1,40	3,23	15,28	2,97	4,19	48,88	642,2	172,6	857,48	53,93
I_{A1}.....	191	6,70	0,28	0,79	3,70	0,37	1,02	12,86	169,0	22,6	226,46	14,24
I_{A2}.....	127	3,87	0,03	0,61	2,31	0,15	0,77	7,74	101,7	13,9	148,64	9,35
I_B.....	32	2,30	0,01	0,22	0,51	0,02	0,08	3,14	41,2	5,2	40,34	2,54
I.....	1000	34,93	2,41	5,07	22,24	5,31	6,17	76,11	100,0	514	1590,11	100
END....	1000	45,86	3,51	5,70	26,90	11,46	9,78	103,21	/	397,5	1500,71	94,38
RECYCLE	0	11,00	1,14	0,53	2,48	6,16	3,50	24,81	/			/
TF.....	1000	34,86	2,37	5,17	24,42	5,30	6,28	78,40	/	279,1	1357,5	85,37

2° fixation et élimination des acides carboniques issus du catabolisme (« CO_2 »),

3° ré-excrétion d'un excès de calcium assimilé.

Ces hypothèses ont été discutées en détail par PIEARCE (1972) qui penche pour la troisième. Ces trois interprétations sont complémentaires, car ces trois fonctions sont liées ; toutefois, la deuxième hypothèse ne peut être qu'accessoire, compte tenu notamment de l'importance du flux de carbone dégradé dans le métabolisme lombricien. Le fait que tout un flux d'autres cations accompagne le calcium donne un poids particulier à la première hypothèse en raison de son importance pour les espèces vivant en milieux acides, comme *Nicodrilus velox* ou encore comme les formes épigées ingérant une grande proportion de produits organiques acidifiants. Des mesures effectuées dans la partie antérieure du tube digestif (E_a) et postérieure (E_p) et dans divers horizons montrent bien qu'il y a dans les premiers stades de la digestion un remaniement *profond* dans les rapports ionique et protonique. Ainsi la concentration protonique qui n'excède pas selon les sources d'ingestats 2,4 milliéquivalents/100 g sol est de 12,4 dans E_a pour revenir à 2,7 dans E_p et 1 dans TF. Les pH de l'ordre de 4,3 dans l'environnement des vers sont de 6 en E_a, 5 dans E_p et 4,4 dans TF.

PIEARCE (1972) considère qu'une espèce *(Lumbricus rubellus)* transférée en milieu calcique devrait réguler son flux de calcium excrété en en réduisant l'importance ; il observe l'inverse ce qui va à l'encontre de la fonction 1. Ce critère montre que ces espèces litièricoles ou/et acidicoles ont une physiologie d'assimilation active du calcium et absorbent en « excès » à la manière de certaines plantes « calcifuges ». Il est probable par contre que la régulation acide-base de l'endentère se fait par une excrétion en « excès » de bases tampons dans la partie œsophagienne du tube digestif. En admettant une demi-digestion (Hypothèse 2) pour ces éléments dans l'endentère, cet ajout de cations serait le double de celui observé ; dans un milieu aussi « pauvre » que celui de *Nicodrilus velox* une telle addition revient à créer les conditions d'un contrôle acide-base très efficace. Le CO_3 excrété ou/et précipité dans la glande de MORREN (VAN GANSEN, 1959) sous forme de granules est un « tampon » qui peut ne pas être redissout au cours du transit en raison d'un pH élevé *durant* celui-ci. L'argument que les granules de calcite sont peu sensibles à l'attaque de neutralisation (ROBERTSON, 1936) n'a que peu de valeur face au brassage intestinal que subissent les granules.

Les processus de digestion de la matière organique tels qu'ils apparaissent en se fondant sur l'hypothèse 2 sont résumés aux Tableaux X et XI. Au cours de ce transit 1 000 g d'ingestat deviennent 943,8 g dans l'endentère (malgré les apports par excrétion digestive ED) puis 853,7 g en TF (Tab. IX). La fraction foliaire est fortement broyée, ce qui traduit une augmentation des éléments inférieurs à 50 µm de + 40 % et une diminution des éléments supérieurs à 100 µm de — 77,4 % de l'ingestat (en carbone). Mais la digestion intervient de façon sensible vis-à-vis des éléments énergétiques carbonés. Apparemment, le prélèvement porte principalement sur ceux-ci (rapport C/N des éléments assimilés 87 !). En fait, les lombriciens ré-excrètent leur azote dans le tube digestif sous forme ammoniacale ou d'urée (TILLINGHAST, 1967). Ceci s'observe dans la fraction fine par la baisse puis le maintien du rapport C/N

TAB. X

Décomposition-digestion pour 1 000 g d'ingestats (valeurs *soulignées*) en mai 1981. Les apports issus des horizons profonds sont négligeables (= 0,92 C et 0,078 N, C/N = 11,79) ; > 100 = fraction supérieure à 100 μm ; < 50 = fraction inférieure à 50 μm ; 50/100 = fraction intermédiaire. Dans l'endentère du fait du départ de C et malgré l'apport de « recyclé », il y a diminution de l'ingestat, 1 000 g deviennent

$$\frac{1\,000 \times 1\,500{,}7\ (1)}{1\,590{,}11} = 943{,}8\ \text{g}$$

puis en TF (du fait du départ du recyclé) $\frac{1\,000 \times 1\,357{,}5}{1\,590{,}11} = 853{,}7$ **(1).**

Transit = exemple de calcul pour I_{TA} 8,8 % (2) de carbonne dans 857,48 g (1) de TA = contribution à 1 590,11 d'ingestat = $\frac{857{,}48 \times 8{,}8 \times 1\,000}{100 \times 1\,590{,}11} = 47{,}45.$

(1) Données issues de ΣT du Tableau IX. (2) Données issues du Tableau II.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	C		N		C/N	C > 100		C 100/50		C < 50		C/N	C/N	C/N	N	N	N
	%T	Transit	% T	Transit		% Ct		% Ct		% Ct		> 100	100/50	< 50	> 100	100/50	< 50
I_F.....	42,2	*84,18*	1,04	*2,075*	40,58	100	*84,18*	0	0	0	0	40,6	—	—	*2,075*	0	0
I_{TA}.....	8,8	*47,45*	0,42	*2,265*	21,10	26,9	*12,76*	15,1	7,165	58,0	*27,521*	26,9	19,3	16,4	*0,474*	*0,371*	*1,678*
I_{A1}.....	3,1	*4,41*	0,14	*0,199*	22,20	24,0	*1,06*	17,8	0,785	58,2	*2,566*	21,3	19,7	14,7	*0,047*	*0,040*	*0,175*
I_{A2}.....	1,03	*0,91*	0,072	*0,067*	14,3		— ε		ε		ε				ε	ε	ε
I_B.....	0,32	*0,01*	0,044	*0,011*	7,27	ε	— ε		ε		ε				ε	ε	ε
I.....		*136,96*		*4,617*	29,7		*98,00*		7,95		*30,087*	37,7	19,3	16,3	*2,597*	*0,411*	*1,853*
END.....	11,2	*105,70*	0,58	*5,474*	19,2	37,6	*39,74*	8,4	8,88	54,0	*57,08*	38,4	19,7	10,4	*1,034*	*0,450*	*5,490*
TF.....	8,6	*73,41*	0,43	*3,671*	20,4	29,9	*21,95*	13,1	9,62	57,0	*41,84*	34,1	19,6	16,3	*0,643*	*0,491*	*2,565*
ÉMANE .		*63,55*		*0,946*	67,18												
DÉCOMPOSE % INGESTAT		46,40		20,49													

malgré l'apport massif d'éléments carbonés ; ceci s'explique par l'accroissement en valeur absolue de l'azote de la fraction inférieure à 50 µm, accroissement qui ne peut provenir du simple broyage des fractions plus grosses car celles-ci ont des rapports C/N élevés.

Ce phénomène peut traduire en partie un artefact (débris de tissus lombriciens lors de la dissection) mais aussi le fait que les ions NH^+_4 de ED seraient excrétés dans la partie antérieure du tube digestif. Ceci pourrait peut-être expliquer, ou contribuer à expliquer, avec les autres « cations », la « précipitation » des granules de calcite dans la glande de MORREN des lombriciens. Notons que si l'azote extractible augmente énormément pendant le transit (END) seulement une fraction de cette excrétion digestive quitte le lombricien. En admettant l'hypothèse 2 de demi-digestion, l'azote total présent dans l'endentère (Tab. X) devrait être $\frac{4{,}617 - 3{,}671}{2} + 3\,671 = 4\,144$ soit 1 330 de moins que la valeur observée. Ceci peut résulter en petite partie de l'artefact « dissection » mais assurément témoigne de l'excrétion dans la partie antérieure du tube digestif de produits richement azotés... Ce qui est en faveur d'un contrôle antérieur (glande de MORREN) du système ionique et protonique notamment par NH^+_4.

Ces phénomènes digestifs sont également illustrés au Tableau XI ayant trait aux fractions extractibles de calcium et d'azote relativement sujettes à la digestion. Le carbone extractible s'accroit spectaculairement dans la fraction fine de l'endentère. Cet accroissement ne provient pas directement de la fraction fine qui au *total* (Tab. X) n'atteint pas ce niveau mais au moins en partie de la fraction grossière ingérée à l'état extractible et non extractible.

TAB. XI

Décomposition-digestion. Répartition du carbone et de l'azote *extractibles* pour 10^6 d'ingestats. Calcul de la 1/2 digestion (Δ = END — TF) et de la formation en cours de digestion (Hypothèse 2) de C et N extractibles à partir du non extractible.

Remarque : voir celle du Tableau II.

	C > 100	C 100/50	C < 50	C	N > 100	N 100/50	N < 50	N
I_F.....	6 271	0	0	6 271	383	0	0	383
I_{TA}.....	664	617	11 293	12 574	195	188	584	967
I_{A1}.....	154	101	714	969	28	25	39	92
I_{A2+B}.....	ε	ε	ε	ε	ε	ε	ε	ε
I Σ.....	7 089	718	12 007	19 814	606	213	623	1 442
END.....	1 057	634	35 515	37 206	208	229	2 710	3 147
TF.....	587	734	17 472	18 793	283	283	1 160	1 736
Δ.....	470	— 100	18 043	18 413				1 421
DIGÉRÉ... (Δ × 2)	940	— 200	36 086	36 826				2 842

Pour l'azote dont une fraction d'environ 2 g pour 1 000 g d'ingestat reste inextractible dans les turricules frais et a probablement transité sans modification profonde, la fraction extractible provient de l'ingestat (1,44 g), de la modification d'une partie ingérée initialement comme non extractible (4,6 — (2 + 1,44) = 1,1 g) et du surplus d'azote excrété par les vers antérieurement. La complexité des phénomènes à ce niveau est trop grande pour être détaillée plus avant mais l'analyse élémentaire permet toutefois de confirmer une importante élimination d'azote issue du métabolisme lombricien par voie digestive (excrétion digestive de l'azote ED).

Cette réexcrétion digestive explique que l'émanation du système lombricien + endentère par voie cutanée (ingestat — TF) porte de façon spectaculaire sur le carbone qui diminue de 46 % au total et beaucoup moins sur l'azote (diminution de 20 %). Cette assimilation suivie d'émanation cutanée du carbone s'accompagne d'une évolution digestive profonde. La quantité de carbone extractible décroît légèrement au cours du transit dans le système lombricien (de l'ingestat au turricule frais) alors que l'azote extractible augmente, mais en proportion relative les molécules carbonées restantes sont elles-mêmes profondément modifiées. L'extractibilité du carbone double presque et passe de 14,5 % (du total) dans l'ingestat à 25,6 % dans les turricules. Celle de l'azote extractible, déjà élevée dans les ingestats (31 %), croît encore (47 %). Il y a donc une modification quantitative différentielle des fractions carbonées et azotées mais également une redistribution importante qualitative. Ces bouleversements modifient assurément grandement les possibilités d'action de la microflore dans les turricules et l'évolution subséquente des formes carbonnées (RAFIDISON, 1982) dans les turricules anciens.

IV. — BILANS PÉDOGÉNÉTIQUE ET ÉCOLOGIQUE

Flux d'éléments, déplacements de ceux-ci dans les horizons, dégradation de la matière organique et changements de forme des matériaux ont été observés. Les observations au microscope électronique à transmission ou à balayage renforcent et complètent les résultats présentés préalablement et sont discutés par ailleurs (RAFIDISON, 1982). Nous tentons ici, en introduisant une hypothèse complémentaire, une reconstitution au niveau du profil, un bilan de la minéralisation et enfin une estimation de l'ordre de grandeur des phénomènes.

Une étude synthétique (BOUCHÉ, 1981), fondée particulièrement sur deux espèces voisines de *Nicodrilus velox (N. nocturnus* et *N. longus)* mais aussi sur des données acquises pour d'autres anéciques ou épianéciques (*Lumbricus terrestris* notamment) permet une estimation du brassage pédo-intestinal d'environ 200 kg de sol (matière sèche) par kilogramme de biomasse (B) de lombricien (poids vivant tube digestif plein) et par an (= 200 kg ps sol/kg/pph B/an). Cette quantité de fèces est déposée sur le sol en partie (60 kg ps sol/kg pph B/an) sous forme de turricules.

Hypothèse 6 : Le brassage pédo-intestinal de *Nicodrilus velox* est de 200 kg ps sol/kg pph B/an) dont 60 kg sont déposés en surface.

La biomasse B de *Nicodrilus velox* de grande taille (adultes, sub-adultes et grands juvéniles, cf. paragraphe A 2) est de l'ordre de 70 g pph B/m^2 (exceptionnellement 9).

L'adoption de ces deux ordres de grandeur permet de dresser un bilan sur le profil et sur l'écosystème qui ne peut être très précis, quoique l'hypothèse 6 n'introduise probablement pas une erreur considérable par rapport à la réalité.

A) Bilan pédogénétique provisoire.

Ce bilan s'appuie sur les valeurs des ingestats établies au chapitre II. La ventilation des fèces endogés (FE) se fait au prorata de la prise de nourriture dans les horizons en supposant que cette activité est du même ordre. Ce bilan est schématisé en dissociant les pertes organiques par décomposition des phénomènes de tassement, qui sont en fait concommittants. Le phénomène de tassement équilibre en moyenne annuelle les remontées de terre.

En moyenne annuelle (en s'appuyant sur l'hypothèse 6) 30 % des fèces sont déposés en surface (TF puis TA) et 70 % dans le sol (FE). Les 70 g pph de *Nicodrilus velox* brassent par mètre carré 200 × 70 = 14 000 g ou 14 kg de sol par m^2. Nous admettons donc qu'ils produisent 14 kg de fèces. Le bilan est présenté au Tableau XII.

Ce Tableau XII présente le « cycle » propre aux éléments ayant transité dans le tube digestif de *Nicodrilus velox* et rejetés comme fèces pour 1 m^2 de sol (= 14 000 g/m^2/an). Ce cycle est considéré indépendamment des autres processus intervenant dans le reste du sol. Ces fèces sont rejetés comme turricules en surface (4 200 g) ou dans les horizons du sol (9 800 g) que l'on ventile au prorata de l'activité pédogénétique des lombriciens observables par leur prélèvement (1,2 pour A1, 0,8 pour A2 et 0,2 pour B, cf. Tableau VI). Par ailleurs, nous savons que les 14 000 g représentent (Tab. IX) 85 % des ingestats (soit 16 463 g d'ingestat) dont la composition pondérale est connue (% T d'I, Tab. IX). Il en ressort que les horizons « minéraux » (TA, A1, A2 et B) fournissent respectivement 8 844, 2 337, 1 532 et 416 g, soit 13 129 g.

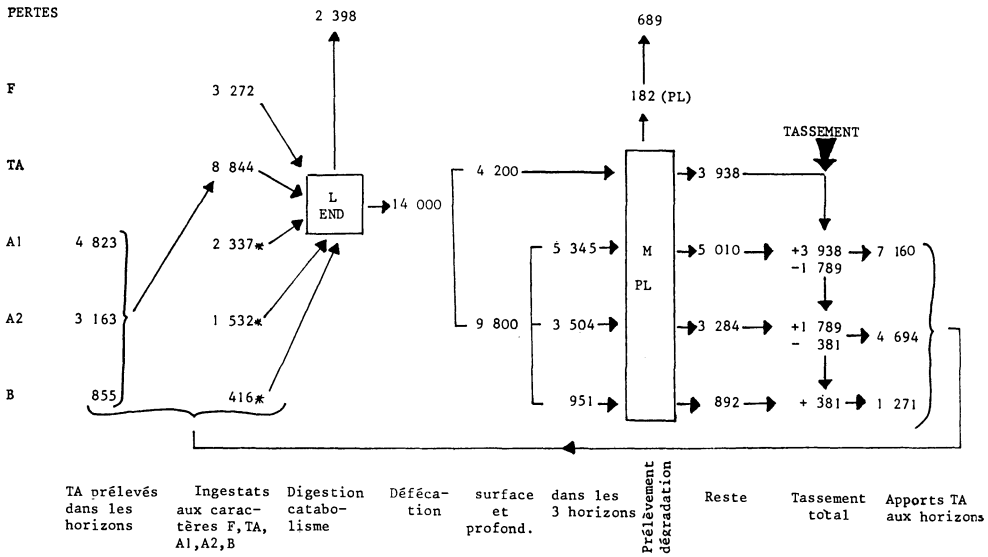
Les 14 000 g de fèces suivent dans ce cycle deux destinées que la méthode compartimentalisée utilisée ici radicalise artificiellement : d'une part une fraction à cycle court (TA) est reprise avec des caractéristiques de sol « TA », d'autre part, une fraction va perdre ses propriétés TA (pendant un long processus) et sera reprise avec des caractéristiques identiques aux horizons A1, A2, B. Le Tableau XII ne traduit que globalement les mélanges de sol ayant les caractères décrits. Dans les deux cycles rapide et lent confondus, il ressort que 14 000 g de fèces seront récupérés à plus ou moins long terme sous forme des 13 129 g fournis par les horizons comme exposé ci-dessus. Nous savons qu'une décomposition microbienne va intervenir (avec perte de CO_2 notamment) et que les plantes restituent au système sous forme des feuilles (F) 182 g/m^2 d'éléments minéraux, qu'elles avaient préalablement prélevés dans le système. Le reste est attribué à des pertes résultant de l'activité microbienne mais peut aussi provenir de redistribution de l'eau de constitution.

Avant l'ingestion ou par l'ingestion, les turricules sont réincorporés dans l'horizon A1, lequel « descend », du fait du minage du sol, dans A2 qui, à son tour, descend dans B pour la même raison. Ce minage est la conséquence du

TAB. XII

Bilan pondéral des mouvements du sol (en g/m²/ an) du peuplement adulte et para-adulte de *N. velox*. Données initiales issues du Tableau IX et rapportées à la production annuelle de fèces (= 14 kg/m²) (action métabolique ou de prélèvement de L = lombricien, M = micro-organismes, PL = plantes). Noter que la réincorporation des parties prélevées dans les horizons se fait essentiellement par tassement.

* = fèces non repris rapidement (= fin de TA dans le sol) et quantité équivalente de sol ingéré avec les caractères analytiques moyens.



creusement de galeries et du dépôt en surface des turricules. Le Tableau XII dissocie artificiellement d'abord les pertes du système pédo-intestinal par prélèvement des plantes et métabolisme microbien, puis les processus de réincorporation des turricules par tassement (tassement pris au sens très large de tout processus permettant cette réincorporation). En définitive, la totalité des fèces est réintroduite au prorata de l'activité lombricienne dans les horizons (A1 = 1,2 ; A2 = 0,8 ; B = 0,2). Les fèces anciens (TA) 1) seront prélevés dans les horizons directement ou 2) perdront leurs caractéristiques. Un volume équivalent de 2) sera prélevé dans chaque horizon de sol en ayant les caractéristiques de ces horizons.

Il ressort du Tableau XII nettement une zoo-turbation des sols d'une part, et d'autre part, une remontée à la surface de sol issu des divers horizons, enfin une descente compensatrice par destruction des turricules et tassement des horizons, l'ensemble de l'horizon A1 descendant 4,7 fois plus vite que l'horizon A2 ou, en d'autres termes, l'horizon A2 étant miné par les galeries 4,7 fois plus intensément que l'horizon B.

Ce premier bilan a un caractère approximatif, en raison de l'hypothèse 6 mais pourrait être rectifié (voir discussion).

Le Tableau XIII donne une idée de l'importance des divers apports aux horizons soit par tassement (descente des horizons) soit par dépôt de fèces.

Ce bilan distingue, d'une part, l'importance des TA dispersés dans les divers horizons puis ingérés par *Nicodrilus velox* et, d'autre part, la contribution de chaque horizon intervenant dans la constitution de l'ingestat. Par schématisation, on admet que tous les turricules sont réincorporés dans l'horizon A1 qui, en tassant, s'incorpore dans l'horizon A2 lequel comble une partie des cavités de B. Les lombriciens renvoient en surface indistinctement un mélange des horizons dans une proportion effectivement observée en TF et TA (Tab. VI).

Le Tableau XIII fait ressortir qu'en raison des remontées en surface des prélèvements effectués surtout en A1, l'activité lombricienne a un caractère localisé marqué. L'horizon A1 reçoit le plus (TA non repris) soit par turricules tassés (3 938 g/m²), soit par fèces non repris (2 337 g/m²) ; ces 6 275 g/m²/an ainsi reçus par A1 sont eux-mêmes le résultat d'un mélange de sol ayant largement son origine dans A1 (3 422 g/m²) de sorte que 54 % de sol issu du transit pédo-intestinal déposé en A1 proviennent de A1, pour 36 % de A2 et 10 % de B. Proportionnellement à l'épaisseur de A1, cette zoo-turbation et le renouvellement à partir des autres horizons (= allogènes) sont importants. A l'opposé, l'horizon B reçoit des apports réduits qui sont allogènes à 95 %. Ces données permettent une première estimation de la contribution du lombricien *Nicodrilus velox* dans le déplacement des éléments dans les profils.

TAB. XIII

Mesure des échanges entre horizons des sols du fait de la zoo-turbation du peuplement de *Nicodrilus velox* (en g/m²/an). Le Total indique les apports aux horizons par tassement de fèces non repris et par dépôt direct dans l'horizon.

Remarque : voir celle du Tableau II.

		Reçoit (TA)	Perd (TA)	Conserve	Provenant de			Σ autres horizons	% Allogènes
					A1	A2	B		
Fèces endogés	A1...	7 160	4 823	2 337	1 274	836	227	1 063	46
	A2...	4 694	1 763	1 532	836	547	148	984	64
	B....	1 271	855	416	227	148	41	375	90
Tassement	A1...			3 938	2 148	1 408	382	2 166	46
	A2...			1 789	1 789	—	—	1 789	100
	B....			381	—	381	—	381	100
Total	A1...			6 275	3 422	2 244	609	3 228	46
	A2...			3 321	2 625	548	148	2 773	84
	B....			797	227	529	41	756	95

B) **Bilan trophique.**

Les données relatives au carbone (Tab. X) nous permettent de suivre approximativement les processus de décomposition-digestion-catabolisme qui interviennent au cours des mouvements de sol et de matière organique. Pour cela nous suivons un raisonnement analogue à celui appliqué au brassage pédogénétique et commenté au sujet du Tableau XII. Il ne s'agit ici que de dégager des faits majeurs, car la précision des mesures est insuffisante notamment la décomposition intervenant nécessairement entre TF et TA ne s'observe pas. Globalement, toutefois, il est possible de calculer les apports foliaires de C et N et de suivre ceux-ci dans le sol (divers horizons) en considérant les pertes éventuelles de carbone dans l'ensemble du sol hors lombriciens (= décomposition « microbienne ») et dans les lombriciens (digestion + catabolisme). Ce calcul ne porte que sur la fraction de sol transitant dans le tube digestif de *Nicodrilus velox* adulte ou presque adulte (fonction anécique typique) et sur les analyses effectuées début mai 1982.

A la différence des transits de sol globaux nous n'avons pas d'estimation annuelle des ingestats organiques de lombriciens. Il est certain que ceux-ci varient considérablement en quantité et qualité non seulement en raison des conditions régulant l'activité de *Nicodrilus velox* (température, humidité, régulation endocrine, etc...) mais aussi de l'évolution de la matière organique offrant très probablement une quantité et une palatabilité variable. On ne peut que très qualitativement apprécier celles-ci... comme la préférence alimentaire de *Nicodrilus velox* pour les feuilles blanchies par les myceliums (RAFIDISON, 1982).

En conséquence, le bilan établi est journalier et n'a de signification que limité à des journées offrant des conditions de choix alimentaires à peu près comparables à celles ayant prévalues lors des essais. Il n'est pas exclu d'autre part que trois causes d'erreurs perturbent ces bilans : l'effet de la dissection, l'effet du rythme nycthéméral et les apports d'excrétat EC généralement négligés. Les quantités globales du sol travaillé retenues sont cependant celles établies au Tableau XII quoique l'activité de *Nicodrilus velox* soit probablement plus importante en mai.

Ce bilan (Tab. XIV) met en évidence une très forte dégradation de la matière organique aux niveaux endentère + lombricien, c'est-à-dire des phénomènes digestif et catabolique. Comme le lombricien excrète la plupart des déchets azotés du catabolisme (urée, ammoniaque...) dans son tube digestif, les pertes en éléments N par excrétion cutanée sont relativement faibles (mucus cutané + excrétion néphridienne). Cet enrichissement relatif en azote conduit en TF à un C/N bas, pour le milieu considéré, de l'ordre de 20 à 21 qui n'évoluera plus en tant que tel, car le C/N considéré ici n'est pas celui de la matière organique seule mais de l'ensemble minéralo-organique.

Remarquons aussi qu'environ les 3/4 du carbone ingéré « disparaissent » au cours de la digestion + catabolisme. Ceci témoigne de l'efficacité remarquable de la digestion-assimilation à partir des aliments prédigérés par l'activité microbienne ; efficacité corroborée par DIETZ et BOTTNER (1981) en terme d'accélération de la dégradation de litière marquée en milieu herbacé. Le processus digestion-métabolisme ne conduit pas qu'à des produits dégradés : si

TAB. XIV

Débit de carbone et d'azote au cours du brassage pédo-intestinal en mai 1981 (en mg/m²/jour). L = catabolisme lombricien. Les données issues du Tableau X sont rapportées au peuplement de *N. velox*. Ce bilan ne constitue qu'une première approximation *directe*.

	INGESTATS						PERTES END+L	TF	PERTES TF → « sol »
	I_F	I_{TA}	I_{A1}	I_{A2}	I_B	I			
C.....	3 780	2 130	200	55	(2)	6 170	2 870	3 300	910
C/N.....	45	21	21	18	(3,6)	31	(87)	20	(18)
N.....	83	102	9,5	3	(0,5)	200	33	165	50

la formation tissulaire de lombriciens est à l'équilibre nulle, il y a des mucus, cadavres, amputats, enveloppes de cocons, et diverses protéines (enzymes) libérés dans le milieu sous forme réorganisée. Ces formes réorganisées sont pour certaines très labiles (tissus des amputats et cadavres : C/N = 5 et 72 % de protéines), d'autres mal connues (enveloppes de cocons, mucus) ont un devenir qui reste à établir. Toutes doivent être rapidement reprises par la vie microbienne. Pour des raisons d'efficacité biologique, la quantité de ces produits réorganisés ne saurait dépasser 10 % du bilan digestion-métabolisme. Cela représentant donc au plus 300 mg/m² de carbone en mai ce qui n'est pas négligeable.

Par contre, et quelle que soit la validité des hypothèses, la proportion d'éléments minéraux transitant dans l'endentère, provenant des plantes (F) est faible face à celle provenant du sol. Pour ces éléments, un mull à lombriciens anéciques dépend d'abord du niveau et de l'activité des lombriciens, pour l'essentiel les remontées d'éléments minéraux sont assurées par ces animaux, le rôle des plantes étant (sauf pour le calcium) généralement négligeable. A l'opposé, un moder ou un mor dépourvu d'anéciques ne bénéficie plus de ces remontées.

Les deux traits : accélération de la décomposition-minéralisation et remontée des éléments minéraux résument nettement l'activité de *Nicodrilus velox*, un anécique typique : on peut dire qu'il investit l'énergie fixée par les plantes au brassage pédo-intestinal des sols.

V. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Les analyses détaillées des fractions propres au brassage pédo-intestinal (END, TF, TA) par comparaison avec les fractions de sol, permettent de reconnaître l'origine des éléments constitutifs de l'ingestion et de suivre leur évolution. Ce travail de reconstitution dépend de la qualité, de la fiabilité des diverses données disponibles et ne peuvent qu'être affinées. Un plus grand

nombre de paramètres (oligo-éléments ?) « marqueurs » des feuilles, une simulation sur ordinateur permettant de mieux préciser les paramètres critiques sensibles, une correction de l'artefact résultant de la dissection pour l'extraction d'endentère et de la collecte « tardive » de TF... devraient permettre de réduire les incertitudes.

Le bilan établi en mai 1981 fait ressortir clairement les traits majeurs de l'activité lombricienne : brassage des divers horizons avec incorporation de feuilles (litière) caractéristiques des mull actifs. Au cours du transit intestinal, l'importance des apports « cationiques » et pas seulement ceux du calcium, déjà connus, a pu être mis en évidence, ainsi que l'efficacité très remarquable de la digestion — assimilation — métabolisme. Ces apports cationiques compensent largement, en termes de pH, la concentration élevée des protons, présents dans la partie antérieure du tube digestif.

Par contre, l'incorporation de la litière au sol observée en mai, ne peut être extrapolée sur toute l'année, il y a une modification du comportement alimentaire, notamment de l'auto-coprophagie, au cours de l'année. Ceci avait déjà été observé grâce à un marquage au ^{14}C de litière en milieu herbacé (BOUCHÉ, 1982). L'extrapolation, très provisoire, des données pour le brassage des horizons, fait ressortir l'importance des phénomènes au niveau de la pédogénèse et de l' « antilessivage » des horizons. Elle montre l'importance de poursuivre ces recherches pour obtenir des données plus fiables.

Il ressort en effet de ces travaux dans le contexte simple où cette recherche a été conduite (1 espèce végétale dominante, 1 espèce animale dominante, un sol lessivé) que la connaissance de la contribution des horizons au brassage pédo-intestinal ne dépend que de la qualité de la collecte des turricules frais. Celle-ci peut être assurée pendant toute l'année et permet pour la première fois une identification des horizons travaillés par les lombriciens.

La connaissance de l'efficacité digestive vis-à-vis de la matière organique mérite par contre des développements techniques complémentaires pour une meilleure analyse de l'endentère et une interprétation plus rigoureuse (validité de l'hypothèse 2). En tout état de cause, la présente étude montre son importance essentielle pour la compréhension des processus de dégradation - humification.

La connaissance du niveau des peuplements et de leur activité au cours de l'année est accessible par des techniques non mises en œuvre mais développées par ailleurs (BOUCHÉ, *sous presse*).

Enfin, la mesure simultanée des flux métaboliques de carbone et d'azote *in situ* (BOUCHÉ, *en prép.*) permettrait de lever les principales difficultés d'interprétation des modifications digestives de la matière organique.

Cette première étude montre la faisabilité de tels bilans et illustre l'importance d'une étude directe, *in situ,* du rôle écologique et pédologique des lombriciens. Au sens strict, il s'agit d'une étude écophysiologique c'est-à-dire une étude de leurs *fonctions* dans *leur* milieu.

Intéressante d'un point de vue zoologique, cette recherche est indispensable au plan de l'écosystème (importance des processus en cause vis-à-vis de l'ensemble du catabolisme des écosystèmes) et au plan pédogénétique (brassage, type d'humus, évolution des profils, ... stabilité structurale et agrégation).

Résumé

L'analyse chimique détaillée des diverses fractions de sol susceptibles de concourir à l'alimentation des lombriciens (litières fraîches et décomposées, horizons A1, A2, B, C, fèces, etc.) permet par comparaisons avec les fractions ingérées et digérées (endentère, turricules frais) une reconstitution des choix alimentaires d'un lombricien anécique. Avec des données écologiques et un minimum d'hypothèses il a été possible de reconstituer l'évolution de ces éléments aux plans métabolique et pédogénétique. *Nicodrilus velox* s'alimente pour plus de moitié d'anciens fécès lombriciens, pour 1/5e de feuilles et pour 1/4 des horizons de sol. La prise de nourriture dans le sol décroit très vite avec la profondeur, plus de la moitié dans les 15 premiers cm (A1) pour moins d'un dixième en dessous de 50 cm. Comme seulement 14 % des éléments minéraux ingérés proviennent des feuilles les remontées de turricules sont très importantes dans l'anti-lessivage. A l'inverse, les 6/10 du carbone proviennent des feuilles, 35 % des fèces réingérés et seulement 4 % des horizons du sol. 46 % du carbone ingéré quittent ce cycle dans le tube digestif et 15 % hors du tube digestif alors que ces proportions sont respectivement de 17 % et 25 % pour l'Azote. Au cours de la digestion, le C/N des ingestats (= 31) devient semblable à des turricules et du sol (18 à 21) et un important stock de cations Ca, Na, Mn, Fe est recyclé puis réexcrété à l'avant du tube digestif.

Summary

Study of *Nicodrilus velox* (Annelida, Lumbricidae) alimentation and soil mixing in gut and soil profile, thanks to element analysis

Detailed chemical analysis of various soil fractions liable to contribute to the earthworm diet (fresh and decaying litter, A1, A2, B, C soil horizons, faeces, etc.) allows, by comparison with ingested and digested fractions (gut content, fresh cast) a reconstitution of the food choices of an anecic earthworm. With ecological data (= only from field) and a minimum of hypothesis, it is possible to describe the evolution of those elements both with metabolic and pedogenetic topics. *Nicodrilus velox* feeds more than half of its diet from old earthworm faeces, a fifth from dead leaves and a forth from soil layers. The ingestion decreases in soil sharply with depth, more than a half into the 15 top cm (A1) and less than à tenth below 50 cm. Because only 14 % of mineral elements of the diet come from dead leaves the deposit of earthworm cast on soil is very important as an anti-leaching process. Conversely, the 6/10th of carbone come from dead leaves, 35 % from re-ingested faeces and only 4 % from soil horizons. 46 % of ingested carbone leave this cycle in the intestinal lumen and 15 % out of this lumen; these proportions are respectively 17 % and 25 % for nitrogen. During the gut transit, the C/N ratio of ingested materials (= 31) becomes similar to the casts or the soil horizons ones (18 to 21) and a great amont of cations (Ca, Na, Mn, Fe) are assimilated then re-excreted in the fore intestinal lumen.

Bibliographie

Bornebusch (C. H.), 1930. — The fauna of forest soil. *Pet. Forsttige Forsogsvasen*, **11**: 1-158.

Bouché (M. B.), 1969. — Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. *Pedobiologia*, **9**: 26-34.

BOUCHÉ (M. B.), 1972. — Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone-azote dans les types d'humus en France. *In* C. R. IVe Colloquium Pedobiologiae, Dijon, sept. 1970, éd. INRA, *Ann. Zool. - écol. anim.*, 71-7, 481-493.

BOUCHÉ (M. B.) et KRETZSCHMAR (A.), 1974. — Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station RCP - 165/P.B.I.). *Rev. écol. biol. sol*, **11**: 127-139.

BOUCHÉ (M. B.), 1980. — Objectifs, compartimentation et faisabilité du modèle R.E.A.L. (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens). *In*. C. R. Symp. int. oligochètes Padova, sept. 1971, *Pedobiologia*, **20**: 197-211.

BOUCHÉ (M. B.), 1981. — Contribution des lombriciens à la migration des éléments dans les sols en climats tempérés. *In* C. R. Coll. int. « CNRS. *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés* ». Nancy, 24-28 sept. 1979, n° 303, Ed. CNRS, 145-153.

BOUCHÉ (M. B.), 1982. — L'écosystème prairial. 4. 3. un exemple d'activité animale, le rôle des lombriciens. *Acta Oecologia, Oec. gen.*, **3**: 127-154.

BOUCHÉ (M. B.). — Ecophysiologie des lombriciens. C. R. VIIIe Coll. Int. Zool. Sol, Louvain-la-Neuve (Belg.), 30 août-2 sept. 1982 (sous presse) .

BOUCHÉ (M. B.). — Une méthode écologique de mesure du débit d'azote dans un compartiment du sol. Etude sur les lombriciens (Lumbricidae, Annelida) (en prép.).

BRUCKERT (S.) et ROUILLER (J.), 1979. — Mécanismes de régulation du pH des sols. *In* Bonneau, M. et B. Souchier, *Pédologie*, Tome : *Constituants et propriétés du sol*, Ed. Masson, Paris, 354-367.

CACHAN (M.), 1974. — Etude bioclimatique du massif vosgien. Bull. de l'ENSAIA Nancy, *XVI*, fasc. I-II.

CAILLER (M.), 1977. — *Etude chronoséquentielle des sols sur terrasses alluviales de la Moselle : genèse et évolution des sols lessivés glossiques.* Thèse Doct. Spéc., Université de Nancy, 1-87.

DIETZ (S.) et BOTTNER (P.), 1981. — Etude par autoradiographie de l'enfouissement d'une litière marquée au ^{14}C en milieu herbacé. *In* « Migrations organo-minérales dans les sols tempérés ». Ed. CNRS, coll. int. n° 303, Paris : 125-132.

FERRIERE (G.), 1980. — Fonctions des lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la manière organique végétale ingérée. *Pedobiologia*, **20**: 263-273.

GANSEN, P. Semal Van, 1959. — Structure des glandes calciques d'*Eisenia foetida* Sav. *Bull. biol.*, **93**: 38-63.

MORREN (Ch.), 1829. — De Historia Naturali Lumbrici terrestris. *Ann. Acad. Gandavensis, Gandavi*, 1825-1826.

MULLER (P. E.), 1872-1884. — Studier over Skovjord, som Bidgrad til Skovdyrkningens Theorie. Tiddskrift for Skovbrug 3 (1879), 7 (1884). Traduit en français : Recherches sur les formes naturelles de l'humus. *Ann. Sci. Agron. fr. étrang.*, **1**: 1-351 (1889).

PIEARCE (T. G.), 1972. — The calcium relations of selected Lumbricidae. *J. anim. ecol.*, **41**: 167-188.

RAFIDISON (Z.), 1982. — *Rôle de la faune dans l'humification : transformations des feuilles de hêtres par un ver anécique, Nicodrilus velox.* Thèse de doctorat 3e cycle, Université de Nancy, 1-104.

RAW (F.), 1959. — Estimating earthworm populations by using formalin. *Nature, London*, **184**: 1661-1662.

ROBERTSON (J. D.), 1936. — The function of the calciferous gland of earthworms, *J. exp. biol.*, **13**: 279-297.

ROUILLER (J.), GUILLET (B.) et BRUCKERT (S.), 1980. — Cations acides échangeables et acidités de surface. Approche analytique et incidences pédogénétiques. Bull. de l'AFES, Sciences du sol, **2**: 161-175.

ROUILLER (J.), 1981. — Analyses des sols. Techniques de laboratoire. *Note technique, CPB,* **32**: 1-41.

SATCHELL (J.) et LOWE (C.), 1967. — Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris. In* « Travaux récents de la biologie du sol ». North Holland Publ. Co., Amsterdam, 102-119.

TILLINGHAST (E. K.), 1967. — Excretory pathways of ammonia and urea in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. *J. exp. zool.,* **166**: 295-300.

TOUTAIN (F.), 1974. — *Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles.* Thèse de doctorat Etat. Université de Nancy I, 1-114.

TOUTAIN (F.), 1981. — Les humus forestiers : structures et modes de fonctionnement. *Rev. forest. française, XXXIII,* **6**: 449-479.